PROBLÈMES DE LA MANGROVE D'HIER ET D'AUJOURD'HUI

par A. AUBRÉVILLE

Quiconque s'est tant soit peu intéressé à la végétation tropicale est familiarisé avec ce terme de « mangrove », employé dans toutes les langues européennes. Il désigne ces curieuses formations forestières littorales de toutes les mers tropicales qui bordent les côtes, envahissent les estuaires et les deltas des grands fleuves, partout où l'eau est salée ou encore saumâtre et où s'étendent des bancs de vase. Ce sont des forêts exposées au flux et reflux de la marée et parfois même à la houle sur un front de mer. Elles sont des plus étranges par leur physionomie, leur physiologie et — ce n'est pas étonnant — par une composition floristique très spéciale. Tout le monde connaît les palétuviers : *Rhizophora* portés par des arceaux enchevêtrés de racines aériennes, *Avicennia* aux racines portant des brosses de pneumatophores émergeant de l'eau à marée basse; et entre toutes autres curiosités : racines à arceaux, à appendices genouillés. Espèces presque toutes vivipares, les graines germent dans les fruits sur l'arbre, avant qu'ils ne se détachent et ne soient alors emportés par les courants puis déposés sur des plages vaseuses, à moins qu'ils ne se fichent directement dans la vase. Ce sont souvent des forêts d'aspect régulier avec une essence dominante, *Rhizophora, Bruguiera, Avicennia*, etc. avec en mélange un petit nombre d'autres espèces spécialisées.

Elles posent aux écologistes, aux physiologistes et aux phytogéographes de nombreux problèmes. Ces derniers ne manquent pas de faire quelques remarques au point de vue chorologique. Mr. C. G. G. J. VAN STEENIS y a consacré récemment une note « The Distribution of the Mangrove Genera and their Palaoegeographical Implication [1] », et il a encore développé ses conclusions dans « The land-bridge theory in botany [2] ». Lorsque l'on compare la composition de la mangrove, de l'océan Indien et du Pacifique ouest avec celle de l'océan Atlantique on constate que la première qui suit les côtes de l'Afrique orientale, de l'Asie du Sud-Est et de l'Océanie est floristiquement distincte de la seconde et beaucoup plus riche en genres et espèces. La mangrove de l'océan Atlantique est par ailleurs la même — ou presque — sur les côtes africaines occidentales, et, vis-à-vis, sur les côtes américaines. Dénombrant exclusivement les espèces appartenant à des genres n'existant que dans la mangrove, en laissant de côté les genres qui peuvent avoir à la fois des représentants dans la mangrove et dans les forêts de terre ferme,

1. Proc. Kon. Ak. Wet. A'dam ser. C, **65** : 164-169 (1962).
2. Blumea **11**, 2 : 235-542 (1962).

van Steenis indique 45 espèces environ pour la mangrove de l'océan Indien (y compris l'Afrique orientale) et de l'W. Pacifique, 10 seulement dans la mangrove atlantique américaine et 7 dans la mangrove atlantique africaine. Curieusement quelques-unes des espèces de l'océan Atlantique se retrouvent sur la côte pacifique américaine.

Cette disproportion est frappante et on conçoit qu'on ait essayé de l'expliquer. On constate immédiatement qu'il n'y a actuellement aucune communication possible entre la flore de la mangrove de l'océan Indien et celle de l'océan Atlantique, puisque les deux passages possibles, la Méditerranée et le cap de Bonne-Espérance sont hors de la zone tropicale, dont les espèces de mangrove ne peuvent s'éloigner [1]. Mais dans le passé, en fut-il de même? Il est évident qu'à l'ère cénozoïque, la mangrove du golfe des Caraïbes put, de proche en proche, par la large coupure de l'isthme de Panama ouverte durant la plus grande partie de l'époque tertiaire, s'installer sur la côte pacifique de l'Amérique là où la nature et le climat côtier le permettaient, et elle y est restée. Si l'on veut bien admettre qu'à cette époque les eaux de la Téthys (la Méditerranée tertiaire) ou celles de l'extrémité sud de l'Afrique étaient tropicales, le problème serait résolu, le passage au nord ou au sud de l'Afrique étant ouvert aux palétuviers, encore que la question resterait posée de la grande différence constatée dans la richesse floristique des deux mangroves.

Van Steenis ne croit pas qu'aux latitudes de la Méditerranée et de l'Europe occidentale régnait au tertiaire un climat tropical. Il pose comme principe que le climat n'y a pas sensiblement changé depuis les temps cénozoïques, qu'il était donc tempéré ou tempéré chaud. Les documents paléontologiques ne semblent pas lui donner raison, et tout particulièrement ceux étudiés par Reid et Chandler (1933) puis Chandler (1952), dans la flore des argiles éocènes de Londres. Ces auteurs conclurent que cette flore marquait la limite septentrionale extrême d'une flore tropicale, dont les bois fossiles découverts dans les argiles de Londres furent dispersés dans une rivière se jetant dans la mer des argiles de Londres laquelle communiquait, avec l'Océan au nord, et au sud avec la mer chaude nummulitique (ou Téthys, ou Mésogée). De fait — je cite d'après van Steenis — les fossiles reconnus appartiennent à 6 familles exclusivement tropicales, Nypacées, Burséracées, Icacinacées, Flacourtiacées, Sapotacées, soit 11 % et à 14 autres familles aujourd'hui largement tropicales, Palmacées, Olacacées, Ménispermées, Annonacées, Lauracées, Méliacées, Anacardiacées, Sapindacées, Sabiacées, Elaeocar-

1. La mangrove et ses espèces caractéristiques sont d'excellents témoins de la présence ancienne de flores tropicales, car elles ne quittent jamais la zone tropicale. Actuellement par exemple en Amérique du Sud, sur la côte Atlantique la mangrove ne dépasse pas 28° 20′ lat. S.; sur la côte Pacifique 3° 48′ lat. S. seulement en raison de l'existence des courants marins froids qui suivent la côte du sud au nord. Dans l'ouest de l'océan Pacifique, la stations la plus septentrionale se situe vers le 32° lat. N. à la pointe sud de l'île Kyushyu, la plus méridionale du Japon. Dans l'hémisphère sud la station la plus méridionale se trouve vers 10° lat. S. dans le nord de la Nouvelle-Zélande.

pacées, Sterculiacées, Dilléniacées, Myrsinacées et Apocynacées, soit 32 %.

La présence de ces nombreux éléments d'une flore indo-malaise n'emporte cependant pas la conviction de VAN STEENIS. L'existence parmi eux de fruits d'un palmier du genre *Nipa*, qui est cependant un genre exclusif et typique de la mangrove indo-malaise va curieusement lui fournir un argument contre la nature tropicale de la « London Clay. Flora », c'est-à-dire contre l'existence d'une mangrove éocène dans le sud de l'Angleterre. Cet authentique et abondant genre de la mangrove a aujourd'hui une aire indo-malaise relativement limitée englobant les côtes du Pakistan oriental au Cambodge, et celles des îles malaises (Sumatra, Java, Bornéo, Célèbes)[1]. Le fruit flotte aisément et le transport par les courants marins se comprend. Pour VAN STEENIS le *Nipa* des argiles de Londres est allochtone, le fruit a été entraîné jusqu'en Europe par les courants de la Téthys; les fossiles découverts ne sont pas dus à un dépôt autochtone d'une mangrove en place. Je ne suis pas qualifié pour suivre l'auteur dans son argument d'appréciation paléontologique, mais il raisonne ensuite ainsi. Si la mangrove indo-malaise s'était étendue à l'Europe occidentale, les *Nipa* et autres espèces continuant leur progression vers l'ouest, auraient également envahi les bords de l'océan Atlantique et on devrait alors constater l'identité entre la composition des deux mangroves, atlantique et indienne, or on observe le fait contraire, comme nous en avons fait la remarque préliminaire.

L'expansion des espèces ne se fait pas toujours d'après la logique. Il est bien connu que très souvent elles n'occupent pas toute l'aire qu'écologiquement elles pourraient habiter. Des causes difficilement connaissables, surtout si l'on raisonne dans le passé, s'y opposent. Le cas de l'actuel *Nipa* indo-malais en fournirait une bonne preuve, puisqu'en dépit de son grand pouvoir de dissémination par les courants marins côtiers sa distribution est relativement restreinte dans les eaux indo-pacifiques. En Afrique éocène on pourrait trouver une explication dans l'existence de côtes au climat désertique correspondant au désert maritime actuel qui s'étend du sud du Maroc au Sénégal. Il est très vraisemblable qu'au tertiaire, au sud d'une Téthys tropicale et humide devaient s'étendre des zones désertiques.

Une mangrove à *Nipa* dans les argiles de Londres n'est pas surprenante si l'on note que des fossiles de *Nipa* ont été également trouvés dans le nord de l'Égypte toujours sur les bords de la Téthys. CHANDLER a reconnu en 1951 dans la même formation géologique de Londres des hypocotyles pétrifiés de mangrove. D'autres faits qui paraissent ignorés de VAN STEENIS rendent encore plus vraisemblable l'existence de cette mangrove à la latitude de Londres. Des Nipatites (*Nipa*?) ont été trouvés au Sénégal, et des fossiles de *Nipa* au Texas[2]. Si les déterminations sont

1. *Nipa fructicans.*
2. BOUREAU. — Bull. Soc. Bot. Fr. : 241 (1953) et Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 228, 6 . 559 (1956).

certaines, *Nipa* aurait donc aussi traversé l'Atlantique. Pourquoi donc ne s'y trouve-t-il plus aujourd'hui, non plus que d'autres espèces de la mangrove indo-malaise? Pourquoi la mangrove de l'océan Atlantique est-elle demeurée floristiquement pauvre? Toutes questions qui restent sans réponse, comme la plupart de celles que l'on peut poser à propos de la distribution des espèces végétales.

Van Steenis a donné deux explications. L'une est plutôt une simple suggestion relative à l'extraordinaire flore tropicale trouvée dans les argiles de Londres : « a local caprice of deposition of debris sorted in that way by the surface and underwater currents ». L'autre voudrait expliquer la mangrove atlantique par des migrations d'espèces indo-malaises pionnières de mangrove à travers l'océan Pacifique puis par la trouée de Panama jusqu'aux côtes africaines.

Nous lui ferons une objection. L'auteur pour expliquer les nombreuses disjonctions de taxa tropicaux transpacifiques a montré la nécessité de l'existence du jurassique au crétacé moyen d'un pont transpacifique joignant l'Océanie et l'Australie à l'Amérique du Sud, d'abord continu puis ensuite discontinu et insulaire dans l'est du Pacifique jusqu'au crétacé supérieur. Avec cette possibilité de communication de proche en proche, à travers le Pacifique central jusqu'au tertiaire inférieur, il peut paraître étonnant que la mangrove indo-malaise ne se soit pas étendue avec une assez grande densité d'espèces jusqu'aux îles du Pacifique et sur la côte pacifique de l'Amérique. Or d'une part la mangrove pacifique américaine est par toutes ses espèces d'origine atlantique, et d'autre part d'une façon générale la mangrove indo-pacifique ne dépasse pas à l'est les îles Carolines et la Nouvelle-Calédonie. L'océan Pacifique est ainsi curieusement dépourvu de mangrove entre ces îles et l'Amérique en dépit de l'existence des innombrables îles polynésiennes.

Il nous semble donc que les migrations de la mangrove indo-malaise se sont faites vers l'Ouest et non vers l'Est, par les rives tropicales de la Téthys jusqu'à l'océan Atlantique tertiaire.

Quant à la flore de l'Europe occidentale nous croyons que les études de Reid et Chandler démontrent bien son caractère tropical à l'éocène. Cependant dans toute la documentation paléobotanique relative à cette époque et à l'Europe, on relève des contradictions. On ne peut manquer d'être étonné lorsque dans les relevés des gîtes fossiles tertiaires on lit des noms de genres subtropicaux et tropicaux á côté de genres manifestement représentatifs de flores tempérées. Au point de vue écologique, ces voisinages paraissent incohérents et parfois même absurdes. Van Steenis cite d'après des analyses palynologiques faites dans la flore des argiles de Londres un spectre incroyable où voisinent des familles tempérées (Bétulacées, Conifères), tropicales certaines (Sapotacées, Palmacées), et d'autres typiquement australes (Restionacées, Protéacées, *Nothofagus*). Des auteurs signalent à l'éocène : au pied des Pyrénées des Myrtacées et Protéacées; dans les gypses de Paris, des chênes, *Pittosporum*, *Mangifera*, *Mimusops*, etc., dans les îles Sheppey en Angleterre, des *Quercus*, noyers, *Eucalyptus*, *Liquidambar*, *Musa*, etc.

Cela ne choque peut-être pas un botaniste systématicien pur, qui n'aurait pas été formé au raisonnement écologique et serait peu sensible aux considérations phytogéographiques. Quant à ceux des botanistes qui essaient de comprendre la distribution des plantes, que peuvent-ils penser?

Beaucoup de déterminations sont probablement fausses ou douteuses et il serait sans doute opportun de les revoir avec un nouvel esprit plus critique et avec le secours d'une documentation devenue plus étendue aujourd'hui qu'autrefois. Je songe en particulier aux anciennes identifications faites d'après l'anatomie de bois et de pollens fossiles alors que la flore tropicale était mal connue. Tous les systématiciens de métier, ont été étonnés — et VAN STEENIS en fait aussi la remarque — de l'aisance avec laquelle certaines empreintes de feuilles et de fruits sont identifiées par les paléontologistes, alors qu'eux-mêmes en présence de spécimens d'herbier médiocres ou stériles doivent souvent se déclarer incapables de les déterminer même aux échelons supérieurs de la famille et du genre.

Mais ceux des phytogéographes qui ont un peu parcouru et regardé avec attention le monde tropical, savent aussi que de curieux voisinages peuvent être constatés, entre espèces réputées représentatives de la flore tempérée par exemple habitant les montagnes et espèces tropicales ou subtropicales vivant dans les plaines sous-jacentes. Le climat local, les courants marins prés des côtes amènent aussi des rapprochements curieux. En Floride, contrée plate tempérée chaude, une flore tempérée chaude habite le cœur de la péninsule avec des chênes et des pins. Mais sur la côte on voit des peuplements de palmiers Sabal; en sous-bois dans les forêts de pins un petit palmier est très abondant et à la pointe sud même la flore tropicale est dominante, avec des *Taxodium* dans une mangrove. On compte au total dans le sud-est des U. S. A. et particulièrement en Floride environ 45 genres d'arbres et arbustes d'affinités tropicales soit quelque 130 espèces [1].

Évidemment des mélanges de flores tropicales ou subtropicales aujourd'hui les unes typiquement holarctiques, les autres australes sont encore plus extraordinaires. Ils ne sont pas pour autant invraisemblables à priori car il y eut tant de bouleversements sur la terre dans sa configuration et ses climats que l'inexplicable peut être vrai. On doit subordonner son étonnement et son raisonnement aux faits. Encore faut-il que ceux-ci soient bien établis.

1. J. KUNKEL SMALL. — Manual of the Southeastern Flora. Coastal Plain (1933).